УДК [569.61+569.722]:591.5:56.017.4

П.В.Пучков, А.Г.Кульчицкий

РАННЕМИОЦЕНОВАЯ ДРАМА: МАСТОДОНТЫ ПРОТИВ ИНДРИКОТЕРИЕВ

Ранньоміоценова драма: мастодонти проти індрикотеріїв. Пучков П. В., Кульчицький О. Г. — Швидке вимирання на початку міоцену велетенських носорогів-індрикотеріїв, які заселяли протягом олігоцену відкриті простори Євразії, сталося через докорінну перебудову ландшафтів, тобто зміни типу рослинності в напрямку формуфання "мастодонтових" саван внаслідок швидкої інвазії хоботних (особливо гомфотерієвих мастодонтів) з Афроаравії. Останні, хоча й значно поступалися зростом перед першими, були більш потужними дереворуйнівниками.

К л ю ч о в і с л о в а: хоботні, індрикотерії, екосистеми, вимирання.

The Early Miocene Drama: Mastodonts Against Idricotheriums. Puchkov P. V., Kulczycki A. H. — Indricotheriums (baluchitheriums) were the dominant Megaherbivora of Asiatic savannahs and, parklands during the most of Oligocene. Their sudden extinction at the beginning of Miocene couldn't be explained neither by physiological reasons nor by rather gradual and not everywhere baneful climatic changes. The key reason was the invasion of the Proboscideans (especially Gomphotheriids) from Africa. In spite of their much smaller size, the early-miocene mastodonts were far more destructive to arboreous vegetation than indricotheriums. The latters effectively browsed only on branches of sufficientely tall trees or teared the bark at considerable height. Trees, destorted by their repeated browsing, had abundant shoots and/or ramifications at the height 3.5-8.0 m. The mastodonts used their pointed and/or chisel-like tusks seconded with trunk for uprooting and/or barking near the base of the stem. Their long trunked snout allowed them an effective browsing and grazing on low, medium and quite tall vegetation. Their enviromental effects were similar to these of modern elephants or to these of enormous swines. Neither vegetation nor Megacarnivora of Asiatic savannahs were adapted to proboscideans. The latters reproduced explosively. They rapidly destroyed too many of tall savannah and gallery-forest trees. The most of arboreous vegetation was converted to the non-climaxic state of low thickets, bushes, scrub, stool-shoots, etc. In other words to one or another kind of "elephant tangles". Mastodonts and most of ungulates could effectively use such vegetation inadequate for the browsing of indricotheriums. Well-fed proboscideans brought more calfs and better protected them from predators than underfed indricotheriums. Giant indricotheriums were too tall and too voracious for existence in the mastodont-made environment. They couldn't neither retain their previous dominant position nor adapt themselves to more modest place among subdominant herbivores — members of establishing browsing successions headed by the new dominant edificators — proboscideans. Independenly from us Prof.W.Schule (Germany, Freiburg) came to similar views.

K e y w o r d s: Proboscideans, Indricotheriums, ecosystems, extinctions.

Гигантские (более тонны весом) растительноядные оказывают огромное воздействие на экосистемы, являясь их эдификаторами (Kingdon, 1979; Owen-Smith, 1987 и мн.др.). Это обусловлено намного большими, чем у других фитофагов, силой, прожорливостью, многоядностью (следствие прожорливости), слабым уроном от хищников и прочих причин, благодаря чему численность гигантов редко становится ниже емкости среды (там же). Изъятие исполинов из экосистем влечет изменения, неблагоприятные для большинства менее крупных (50—1000 кг) млекопитающих. Учет этого обстоятельства позволил понять необъяснимые прежде особенности биотического кризиса в вюрме (Owen-Smith, 1987; Пучков, 1988, 1989; Schule, 1992 и др.).

Могут ли данные об эдификаторной роли современных гигантов помочь в выяснении причин некоторых более древних вымираний? Прежде всего надо учесть, что средообразующее воздействие каждого из выживших исполинов видоспецифично, будучи минимальным у жирафы (формирование зонтичных крон у деревьев саванн) и максимальным у африканского слона (вплоть до радикального преобразования целых зональных сообществ) (Kingdon, 1979).

Отсюда явствует, что в прошлом проникновение определенных исполинов в новую для них среду могло вызывать в ней важные экологические последствия, даже если там имелись местные исполины, оказывавшие на среду существенно иное влияние. Попытаемся проиллюстрировать эту мысль на примере проникновения мастодонтов в семиаридную зону Евразии, состоявшегося 22—20 млн. лет назад, в начале миоцена.

Загадка вымирания индрикотериев. Гигантские фитофаги непрерывно присутствовали в Азии, начиная с конца палеоцена. Одни исполины вымирали, лишь уступая место другим. С конца палеоцена до олигоцена сменились эпохи преобладания пантодонтов, диноцерат, титанотериев и носорогов, у которых головной мозг, зубы и двигательный аппарат были совершеннее, чем у предшественников (Габуния, 1969; Savage, Russel, 1983). К олигоцену носороги разных семейств завладели разнообразными биотопами от полуводных до сухих саванн (там же; Синицын, 1980). В разреженных древостоях периодически засушливых климатических зон жили индрикотерии — высочайшие наземные млекопитающие. Собственно индрикотерии (*Indricotherium transuralicum*) и белуджитерии (*Paraceratherium bughtiense, P.prohorovi*) достигали 5—6-метровой высоты в холке и могли вознести голову на длинной шее до 9-метровой высоты (рис.1,*а*). Огромны были и другие представители (*Benaratherium* и др.) этих носорогообразных. В дальнейшем изложении мы будем пользоваться словом "индрикотерии" без уточнений для обозначения группы в целом, а "белуджитерии" — для рода *Paraceratherium* (*-Baluchitherium* sensu C o o p e r; терминологию см. Громова, 1959) при сравнении его с *Indricotherium*.

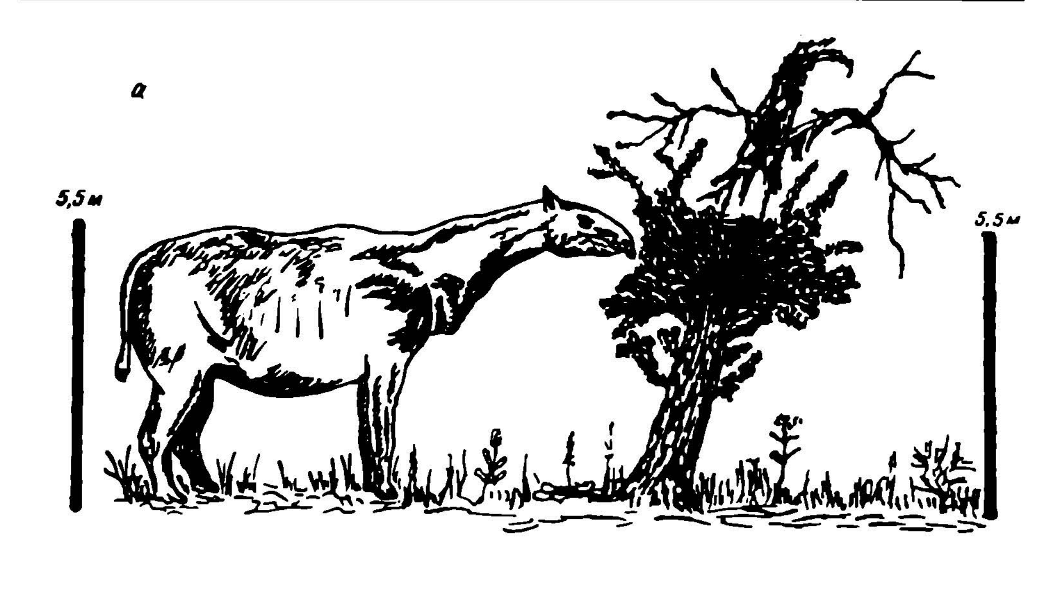
Быстрое вымирание группы в раннем миоцене пытались объяснить следующими гипотезами.

Физиологическая гипотеза. Млекопитающие массой более 300—500 кг характеризуются долгой беременностью, медленной сменой поколений и низким репродуктивным потенциалом, вследствие чего у них "низкая плотность популяций". Отсюда — вывод об их повышенной склонности к вымиранию, демонстрируемый массовыми вымираниями мегафауны в плейстоцене (Janis, Carrano, 1991). Тем менее удивительно "такое недолгое" существование индрикотериев — единственных млекопитающих, преодолевших второй, 5-тонный, критический порог (там же).

Эта гипотеза игнорирует повышенную стойкость особей у крупных зверей (Пучков, 1991). Повсюду, где человек перестает тревожить их выживших представителей, те существуют не при "низкой", а при экологически и генетически совершенно нормальной плотности. Популяции толстокожих в доколониальной Африке были не менее жизнеспособны, чем многократно большие популяции грызунов и газелей, а двухлетняя беременность слонов не мешает им превосходить эврибионтностью любое копытное (Kingdon, 1979). Плейстоценовый кризис, погубивший множество "долго-" и "краткобеременных" форм, был обусловлен не "склонностью" первых к вымиранию, а совершенно иными причинами (Пучков, 1989, 1994; Schule, 1990, 1992 и др.).

Оценка массы индрикотериев в 20 (Janis, Carrano, 1991) и, тем более, в 30 т (Шмидт-Ниельсен, 1981) завышена. Она не учитывает ни относительно легких жирафоидных пропорций животных, ни того, что наряду с рекордными индивидами, постоянно (Громова, 1959) обнаруживают остатки гораздо меньших (самок?). Учет этих обстоятельств вынуждает признать, что индрикотерии в общем соответствовали слонам по весовой категории. И, следовательно, ряду других более ранних (крупнейшие диноцераты и бронтотерии) и более поздних (эласмотерии, мегатерии, многие хоботные) млекопитающих, уступавших индрикотериям по росту, но не по массе. Даже если оценить вес крупнейших особей *Indricotherium* и *Paraceratherium* в 10—15 т (Fortelius, Kappelman, 1992), то и тогда они не превзойдут огромных хоботных раннего и среднего антропогена (*Deinotherium bosazi, D.gigantissimum, Loxodonta atlantica, Mammuthus meridionalis, M. primigemius chosaricus, M. p. fraasi, M. trogontherii, Palaeoloxodon antiquus*), достигавших в холке 4,3—5,0 м.

Вышеназванные млекопитающие, достигавшие пресловутого 5-тонного рубежа или преступавшие его, здравствовали, вопреки физиологической гипотезе, достаточно долго. Так,



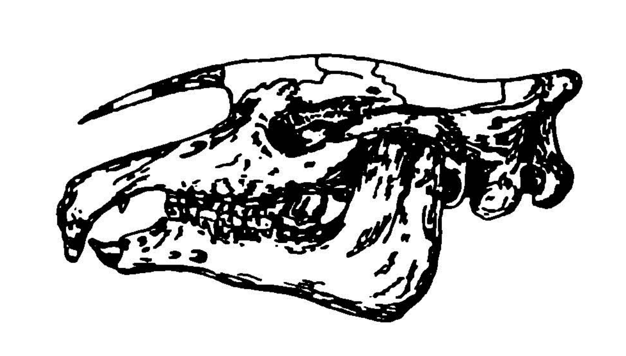




Рис.1. Гигантские фитофаги Евразии и измененные ими деревья: *а* — индрикотерий (олигоцен) и дерево, испытавшее многократные объедания, *б* — его череп (из Громовой), *в* — гомфотериевый мастодонт (миоцен) и "пневая" поросль.

 ISSN 0084—5604. Вестн. зоологии. 1995, №4

индрикотерии просуществовали не менее 15 млн. лет с конца раннего олигоцена до начала миоцена (Savage, Russel, 1983; Carrol, 1987).

Климатическая гипотеза. Она связывает вымирание индрикотериев с усыханием Азии, погубившим их кормовую растительность (Громова, 1959; Габуния, 1969). Порой уточняют, что усыхание было вызвано перекрытием доступа муссонным ветрам подымающимися Гималаями (Эндрюз, 1963). Постулируется несклонность гигантов к миграциям и их чрезмерная "специализированность" (там же). Отмечается непригодность их столбообразных конечностей к быстрому бегу (Громова, 1959) и инадаптивное (в смысле В.О.Ковалевского) строение их стопы и пясти (Габуния, 1969).

В этих взглядах воплотились эмоции исследователей, открывавших кости гигантских древоядных среди песков Гоби и унылых степей Приаралья. Но они не могут быть приняты по следующим причинам.

1. Индрикотерии не были "безнадежно" специализированной группой, поскольку от ранних форм к поздним происходили существенные адаптивные преобразования зубов и скелета (Громова, 1959).

2. С такими "ходулями", как у них, нетрудно было и шагом совершать необходимые перемещения. Слоны превосходно мигрируют, не прибегая к бегу (Kingdon, 1979), хотя ноги их существенно короче, чем у индрикотериев.

3. Индрикотерии жили от Казахстана до Пакистана и от Югославии до почти восточного Китая (Ганьсу, Ордос) (Громова, 1959; Savage, Russel, 1983; Codrea, 1989; Radulescu, Samson, 1989 и др.). Растянувшееся на многие миллионы лет (Синицын, 1980; Ясаманов, 1985) поднятие горных цепей от Гималаев до Динарид было не более способно истребить деревья по всей этой территории, чем влияние современных куда более высоких гор способно помешать произрастанию лесостепей Украины и Казахстана, туранговников Узбекистана и прочей здешней древесной растительности.

4. Такого уничтожения действительно не произошло. Континентализация климата большей части Евразии, начавшаяся еще в эоцене, была постепенным процессом, временами прекращавшимся или отчасти обращавшимся вспять. Если в начале миоцена в некоторых частях внутренней Азии и стало слишком сухо для индрикотериев и их кормовых растений (хотя далеко не так сухо, как ныне!), то этого не случилось в менее аридизованных частях их огромного ареала. Напротив — умеренная аридизация, оттеснившая сплошные леса с плакоров и водоразделов, была выгодна индрикотериям — обитателям лесостепей, парковых лесов и саванн, произраставших в семиаридной зоне при климатах тропического, субтропического и теплоумеренного типов (Борисяк, 1943; Громова, 1959; Синицын, 1980 и др.). Все эти биомы отнюдь не исчезли в миоцене с просторов Евразии. Уступив в некоторых регионах место степям, они в других местностях теснили массивы сплошных лесов (Синицын, 1980; Ясаманов, 1985) "к вящему удовольствию" всевозможных копытных (там же; Savage, Russel, 1983; Carrol, 1987), неприспособленных, подобно индрикотериям, ни к открытой степи, ни к сомкнутым древостоям.

Биотическая гипотеза. Индрикотерии настолько превосходили размерами современных им и живших вскоре после них млекопитающих, что возможность их искоренения конкурентами или врагами отвергалась даже авторами, не склонными недооценивать роль биотических факторов (Габуния, 1967). Этот взгляд как будто логичен. При конкуренции современных растительноядных и невмешательстве в ее ход человека преимущество обычно имеет более крупный и сильный вид (Пучков, 1991). С таких позиций никакие раннемиоценовые копытные Азии не могли бы вытеснить индрикотериев. Не могли это совершить, казалось бы, и тогдашние хоботные, вырвавшиеся, благодаря слиянию Азии с Афроаравией, из "африканского плена". Им еще далеко было до веса огромных хоботных плейстоцена (см. выше). Достигая в холке лишь 1,7—2,2 м (Osborn, 1936) и массы в 1,5—3,0 т, первые мастодонты Азии (рис. 1, *в*) не казались внушительными рядом с индрикотериями. Тем не менее вторые исчезают из геологической летописи Азии вскоре после появления в ней первых. Последние из индрикотериев — белуджитерии (*Paraceratherium*), по-видимому, сосуществовали в тече-

ние геологически недолгого времени с гомфотериевыми мастодонтами (*Gomphotherium—Serridentinus*) в Средней и Центральной Азии, а на юге (Пакистан) — также с Mammutidae и Deinotheriidae (Борисяк, 1943; Savage, Russel, 1983; Carrol, 1987 и др.). Зато индрикотерии в Африку не продвинулись, в отличие от множества других исходно азиатских копытных, потомки которых до наших дней определяют лицо мегафауны этого континента (там же).

Эти данные позволяют предполагать, что хоботные, невзирая на разницу в росте, оказывали на индрикотериев угнетающее влияние. Но какое? Ответ следует искать в вероятных способах воздействия обеих групп на растительность.

Древостои и индрикотерии. Последние объедали листья и веточки и обдирали кору на соответствующей высоте мощными нижними резцами (Громова, 1959). Более древние *Indricotherium* пригибали высочайшие из доступных им веток с помощью “крюка” из верхней челюсти и больших верхних резцов (рис.1, *б*). У позднейших *Paraceratherium* верхние резцы редуцировались, а нижние — еще больше усилились, что связывают с “отказом” от пригибания веток, повышением роли коры в рационе и снижением таковой листвы и побегов (там же).

Думается, однако, что “отказ” от пригибания (или ломания?) высочайших ветвей определялся главным образом тем, что животные стали получать достаточно листо-веточного корма в ярусе, наиболее удобном для стравливания (предположительно на высоте 3,5—7,0 м). Высотное обдирание коры, направленное в силу морфологии нижних резцов по преимуществу кверху, вызывало у деревьев либо общее угнетение, вплоть до гибели от болезней и древоточцев, либо отмирание или длительное угнетение частей дерева над зоной питания исполинов. Пострадавшее дерево могло восполнять урон за счет компенсаторного побегообразования под местом повреждения. Исполины, привлеченные молодой листвой и побегами, выпасались повторно. Часть деревьев прекращала верхушечный рост в молодом возрасте вследствие повторявшегося скусывания индрикотериями конусов нарастания. Насыщение среды деревьями удобной для повторного выпаса формы (рис. 1, *а*) избавило гигантов от необходимости нагибать излишне высокие ветви неповрежденных деревьев. Поросль, отрастающая после стравливания, питательнее, чем зрелые ветви (McNaughton, 1984), доступнее для скусывания и не грозит травмою глаз, как ветка, выскользнувшая при неудачном захвате. Повторявшийся выпас приводил к отбору деревьев на успешность локализации вреда от высотного обдирания коры и на интенсификацию ветвления и побегообразования (стволовая поросль) в кормовом ярусе исполинов. В нижней зоне этого яруса выпасалась молодь. Вероятно, индрикотериевые древостои были смесью относительно некрупных регулярно обгладываемых деревьев высотою 5—8 м и больших деревьев (рис.1, *а*, 2, *а*), у которых, однако, могла повреждаться кора.

Вышеприведенная реконструкция влияния индрикотериев на древостои основана на аналогии с таковым современных крупных растительноядных с учетом морфологии индрикотериев (Громова, 1959). Индрикотерии для деревьев были безусловно вреднее жираф. Но их древоразрушительные возможности были, все же, невелики, чем и обусловлено избегание этими исполинами сомкнутых лесов любого флористического состава. Очевидно, поэтому они не проникли ни в Юго-Восточную Азию, ни в Северную Америку. Но с деревьями обширной зоны климатогенно разреженных древостоев Азии и востока Европы (и с хищниками — врагами детенышей) у них не могло не сложиться устойчивого равновесия за 15 млн. лет совместной эволюции.

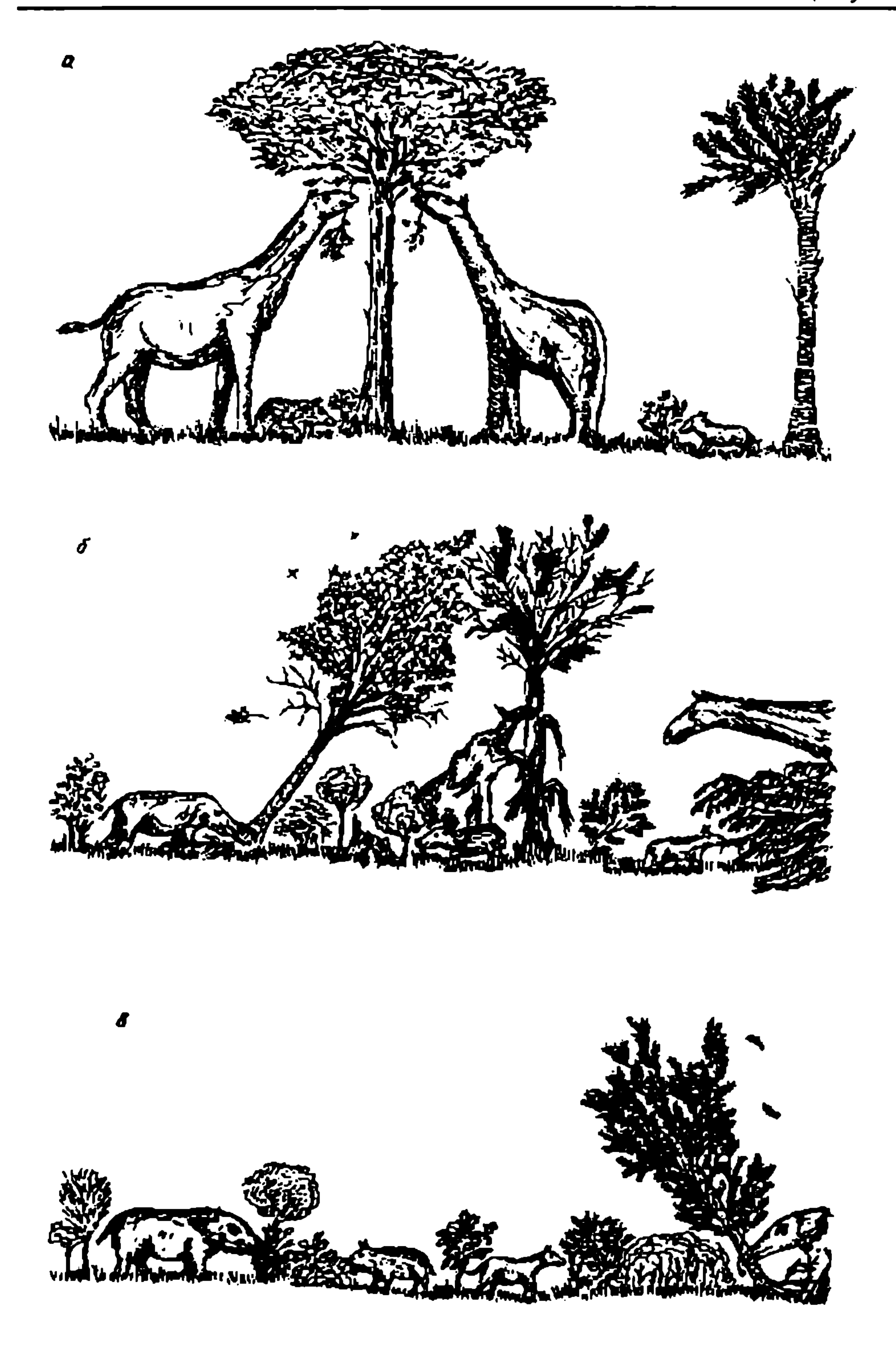


Рис.2. Преобразование среды фитофагами: *а* — нижнее объедание индрикотериями высоких деревьев, *б* — подкапывание корней и обдирание коры хоботными, *в* — раннемиоценовая "мастодонтовая" саванна.

Деревья и хоботные. Современные африканские слоны, применяя хобот и острые бивни, нередко обдирают кору от основания до вершины, или только близ основания, обрекая на гибель тысячи больших деревьев если не от прекращения нисходящего тока, то от пожаров, вредителей и болезней (Kingdon, 1979; Owen-Smith, 1987 и др.). Менее крупные деревья звери выворачивают с корнями. Выпасаясь по молодому древостою, и африканский, и азиатский слоны "увековечивают" его в виде поросли, очень удобной для выпаса слонов (там же; Mueller-Dombois, 1972). Удобна она и для других фитофагов, от носорогов до зайцев, использующих также недоеденные слонами ветки из верхних ярусов и крон поверженных деревьев. Но когда слонов становится слишком много, как было в ряде африканских парков в 1960—1970-е годы, они способны почти или вполне истребить древесную растительность, обрекая на гибель древоядных копытных, в первую очередь жираф и черных носорогов (там же). Слоны не уничтожали все деревья в семиаридрых зонах, потому что кочевали и потому, что их численность регулировали люди. До людей регуляторами были хищники — некоторые саблезубы и, отчасти, менее специализированные враги слонят.

Несмотря на приземистость, раннемиоценовые хоботные едва ли использовали деревья в более щадящем режиме, чем нынешние слоны. Сравнительно коротконогие и длиннотелые гомфотерии, отчасти напоминавшие пропорциями огромных свиней, имели острые верхние и долотообразные нижние бивни, удобные для "приземного" обдирания коры и подкапывания корней. Эти "слоносвиньи", заселившие весь ареал индрикотериев, стали главным фактором преобразования древесной растительности. Саванны, лесосаванны и галерейные леса с доминированием высоких деревьев (рис.2,*а,б*) сменились кустарниковыми и мелколесными саваннами, где натиску мастодонтов успешнее сопротивлялись быстро растущие деревья, дающие пневую поросль (рис.1,*в*, 2,*в*). Местами эффект гомфотериев дополняли другие хоботные, тяготевшие к более влажным (Mammutidae) и(или) к более теплым (Deinotheriidae) регионам. Пока не ясно, были ли древоразрушителями динотерии, снабженные нижними бивнями в виде коротких толстых крючьев и гораздо более могучими, чем у слонов, мышцами для подгибания и вращения головы, крепившимися к разросшейся кзади затылочной части черепа (Carrol, 1987).

Острая фаза кризиса. Обладая намного более совершенным мозгом, чем носороги, не исключая и индрикотериев (Габуния, 1969), и будучи стадными, хоботные должны были меньше страдать от хищников, для которых являлись новой и трудной добычей. Вполне возможно, что поначалу (до адаптации хищников) произошел демографический взрыв переселившихся в Азию популяций. Неслучайно "завоевание" мастодонтами Евразии после ее соприкосновения с Африкой произошло геологически мгновенно (Savage, Russel, 1983; Carrol, 1987).

Сверхобилие хоботных подорвало кормовую базу гигантских носорогов. Индрикотерии были слишком велики, чтобы эффективно использовать "слонородную" поросль и веточные объедки. Даже жирафы не способны энергетически эффективно питаться древесно-кустарниковой порослью ниже 2 м, не говоря уже о траве (Kingdon, 1979). Тем губительнее должно было повлиять ухудшение условий питания на индрикотериев, нуждавшихся в гораздо большем количестве корма и в силу больших размеров и в силу отсутствия преимуществ жвачности. В засушливых местностях более высокие умственные способности мастодонтов должны были помогать им в поисках воды и в рытье "колодцев" на местах пересыхающих водоемов. Индрикотерии, сильнее своих конкурентов угнетавшиеся голодом и жаждой, чаще, чем хоботные, оказывались не в состоянии защитить от хищников своих детенышей. Все это предопределило фиаско гигантских носорогов, поголовье которых катастрофически сократилось. Эта острая фаза едва ли длилась в каждом регионе дольше нескольких десятилетий или немногих столетий.

Фаза агонии индрикотериев, как будто зафиксированная палеонтологически (см.выше), могла длиться тысячелетиями в условиях формировавшихся "мастодонтовых" экосистем. Численность хоботных стабилизировалась (благодаря переориентации хищников и другим причинам) на высоком уровне, близком к насыщению емкости среды. Растительность отчасти оправилась и приспособилась к новым пожирателям. Остаточные попу-

ляции индрикотериев, пережившие "мастодонтовый взрыв", худо-бедно существовали по опушкам лесов и в тех частях саванн, где успевало вырастать достаточно подходящих деревьев. Но им не удавалось достичь экологически достаточной численности по ряду причин:

а) хоботные оставались более сильными конкурентами, лучше индрикотериев приспособленными к питанию растительностью нового типа и к охране молоди от хищников. Возможности индрикотериев сужались по мере разделения ниш между хоботными. Новые формы последних появлялись в регионе за счет миграций и дивергенции (Osborn, 1936; Carrol, 1987);

б) растительность, обретая защитные свойства против хоботных, становилась менее подходящей и для индрикотериев. Многочисленность популяций первых облегчала, а малочисленность популяций вторых затрудняла выработку приспособлений, повышающих эффективность питания;

в) то же касается хищников — врагов молодняка толстокожих. Коэволюируя с мастодонтами они становились все более эффективными. Малочисленность популяций индрикотериев мешала последним совершенствовать защиту молоди достаточно быстро;

г) особо гибельной для индрикотериев становилась конкуренция с мастодонтами в сухие циклы (годы или серии лет с продолжительными засухами), неизбежные в семиаридном климате. В эти циклы особенно усиливались давление мастодонтов на растительность и смертность молодняка толстокожих, более значительная у слабейшего конкурента.

В силу указанных причин индрикотериям не удавалось выйти из состояния стойкой депрессии. Их популяции дробились и угасали в силу эпизоотий и стохастических причин, неизбежно уничтожающих ненормально малые устойчиво депрессивные популяции (Пучков, 1989).

Хоботные — прочая мегафауна. Во влажных стациях хоботные могли вытеснить последних аминодонтид (*Cadurcotherium, Metamynodon*), тоже доживших до начала миоцена (Борисяк, 1943; Savage, Russell, 1983) на юге Азии.

Сравнительно мелкие носороги-риноцеротиды (*Aceratherium, Brachypotherium, Dicerotherium*), вероятно, конкурировали с хоботными менее остро. Они уцелели, "подчинившись" эдификаторной деятельности новых доминантов. Современные древоядные носороги используют тропы слонов в зарослях и, часто, их веточные объедки. Травоядный белый носорог выпасается на траве, растущей на месте уничтоженных слонами древостоев (Kingdon, 1979; Owen-Smith, 1987).

Изменения среди толстокожих сопровождались и изменениями среди менее крупных копытных при общем увеличении разнообразия последних (Savage, Russel, 1983; Carrol, 1987). Вероятно, наряду с другими причинами (общие преимущества жвачности над нежвачностью и др.), успех или неуспех некоторых форм мог определяться большей или меньшей способностью использовать эффект хоботных на среду обитания.

Заключение. Внедрение хоботных в евроазиатские экосистемы семиаридного пояса изменило если не видовой состав, то характер растительности, прежде всего форму деревьев. Эти изменения были выгодны для большинства мегафауны, улучшив условия ее выпаса. Но для некоторых форм они оказались пагубными. Прежде всего для индрикотериев, не сумевших приспособиться к роли зависимых видов в сукцессиях пастьбы, возглавлявшихся мастодонтами. Они слишком долго до этого сами были эдификаторами, формировавшими леса и саванны иного характера.

Авторы глубоко признательны Г.А.Зеровой, Д.В.Иванову, А.Г.Котенко, Т.В.Крахмальной, В.А.Несину, Ю.А.Семенову (Институт зоологии НАН Украины, Киев) и В.И.Жегалло (ПИН, Москва) за дружескую консультативную помощь. Стимулом к разработке предложенной гипотезы послужило указание В.А.Несина на несоответствие размерных классов индрикотериев и раннемиоценовых мастодонтов, затрудняющее, на первый взгляд, рассмотрение данного случая в качестве компенсированного вымирания. Необходимо отметить также, что профессор В.Шюле (W.Scule, устное сообщение) из Фрайбургского университета пришел независимо от нас к сходным представлениям о механизме высирания индрикотериев.

Борисяк А. А. Обзор местонахождений третичных наземных млекопитающих Союза ССР. — Фрунзе: Киргизиздат, 1943. — 42 с.

Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. — Тбилиси: Мецниереба, 1969. — 234 с.
Громова В. И. Гигантские носороги. — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — 164 с. —(Труды ПИН. — Т. 71).
Пучков П. В. Старение видов, нейтрализм и американские лошади // Проблемы микроэволюции. — М.: Наука, 1988. — С.125.
Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. — Киев, 1989. — 60 с. (Препринт/АН УССР, Ин-т зоологии; 89.8).
Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. 1. Гигантские фитофаги: эври- или стенобионты? // Вестн. зоологии. — 1991. — N5. — С.45—53.
Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Там же. — 1992. — N1. — С.58—66.
Putshkov P. V. Uncompensated Wurm exstinctions. 6. Final communications: the crisis outside the Old World // Там же. — 1994. — N2. — С.65—73.
Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию. — Л.: Наука, 1980. — 248 с.
Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.
Эндрюз Р. Диковинные звери. — М.: Изд-во иностр. лит., 1963. — 142 с.
Ясаманов Н. Я. Древние климаты Земли. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. — 206 с.
Carrol R. T. Vertebrate palaeontology and evolution. — New York: W.H.Freeman & Co., 1987. — 698 p.
Codrea V. Oligocene Indricotheriids (Perissodactyla, Mammalia) from Transylvania: New Evidence // Oligocene Transilvanian Basin, Romania: 1st Nat. Symp. Geol. Format., Mak. Transylvan. Basin, May 20-21, 1988: Transl. from Rom. — Cluj-Napoca, 1989. — P.313—318.
Fortelius M., Kappelman J. New low body estimates for the largest indricotheres // J. Vertebr. Paleontol. — 1992. — **12**, N 3, Suppl. — P.28.
Janis C. M., Carrano M. Scaling of reproductive turnover in archosaurs and mammals: why are large terrestrial mammals so rare? // Ann. Zool. Fenn. — 1991. — **28**, N 3-4. — P.201-206.
Kingdon J. East African Mammals. — 3, Part B. — London, 1979. — 436 p.
McNaughton S.J. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution // Am. Nat. — 1984. — **124**, N6. — P.863—886.
Mueller-Dombois D. Crown distortion and elephant distribution in the woody vegetations ... // Ecology. — 1972. — **53**, N 2. — P.208—226.
Osborn G.F. Proboscidea. — V.1. — New York, 1936. — 802 p.
Owen-Smith N. Pleistocene extinctions: the pivotal role of Megaherbivores // Palaeobiology. — 1987. — **13**, N 3. — P.351—362.
Radulescu C., Samson P. Oligocene mammals from Romania // Oligocene Transilvanian Basin, Romania: 1st Nat. Symp. Geol. Format., Mak. Transylvan. Basin, May 20-21, 1988: Transl. from Rom. — Cluj-Napoca, 1989. — P.301—312.
Savage D.E., Russel D.E. Mammalian palaeofaunas of the world. — London etc., 1983. — 432 p.
Schule W. Landscapes and Climate in Prehistory: interractions of wildlife, Man and Fire // Fire in the tropical Biota. — Berlin etc.: Springer Verlag, 1990. — S.273—318.
Schule W. Vegetation, Megaherbivores, Man and Climate in the Quarternary and the Genesis of closed forests // Tropical forests in transition. — Basel: Birkhaser Verlag, 1992. — S.45—76.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 22.06.95